

Beiträge zur Kenntnis des Blütenbaues von *Alangium*

Von

Karl Schnarf

(Mit 14 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 18. Mai 1922)

Einleitung.

Herr Dr. H. Handel-Mazzetti sammelte auf seiner Forschungsreise in China 1914 bis 1918 Material einer *Alangium*-Art, die ihm in die Nähe von *Alangium chinense* (Lour.) Rehd. (= *A. begoniifolium* [Roxb.] Baill) zu gehören schien, ohne aber mit diesem identisch zu sein. Mit Rücksicht auf die zweifelhafte Stellung der Gattung im System schien es mir von Interesse zu sein, den Blütenbau etwas genauer zu studieren, und ich bin daher Herrn Dr. Handel-Mazzetti zu besonderem Dank verpflichtet, daß er mir sein in Alkohol konserviertes und getrocknetes Material überlassen hat.

Was zunächst die Bestimmung der Art betrifft, so zeigte sich, daß die vorliegende Pflanze in der von Wangerin¹ gegebenen Diagnose von *A. begoniifolium* (Roxb.) Baill untergebracht werden konnte. Ein genaueres Studium des mir zugänglichen Herbarmaterials der Wiener Sammlungen überzeugte mich davon, daß diese Art, im Sinne von Wangerin genommen, eine Sammelspezies ist, und ich habe diese Auffassung dadurch zum Ausdruck gebracht, daß ich die untersuchte Pflanze als neu unter dem Namen *Alangium Handelii* n. sp. an einem anderen Orte² beschrieben habe. Hier sollen nur einige Bemerkungen über den Blütenbau und die Samenentwicklung in Kürze niedergelegt werden. Sie stützen sich auf das in Alkohol konservierte Material von *A. Handelii*, dürften aber bei der großen Einheitlichkeit der Gattung allgemeinere Geltung haben.

¹ W. Wangerin, *Alangiaceae* in Engler, Das Pflanzenreich IV, 220 b, 1910.

² In Handel-Mazzetti, *Plantae novae Sinenses*, 16. Fortsetzung. Sitzungsanzeiger der Akad. der Wiss., Wien 1922, Nr. 12.

Die Blüten haben einen unterständigen, gegen den Blütenstiel deutlich abgegliederten Fruchtknoten. Der Kelch ist bei unserer Art ein schmaler aufrechter Saum, der in ebensoviele breitreieckige Zipfel endigt, als Petalen und Staubgefäße vorhanden sind. Die Petalen hängen am Grunde etwas zusammen und zeigen valvate Knospenlage. Für *A. chinense* bezeichnet Wangerin die Zahl 6 als typisch in der Blüte, 7 als eine häufige Ausnahme. Ich fand meist siebenzählige Blüten. Fig. 2 zeigt einen Querschnitt durch die noch geschlossene Blüte etwa in halber Höhe. Wir sehen zu innerst den Griffel, um ihn herum die episepal gestellten Staubblätter, die ein kurzes, dicht von einzelligen Haaren bedecktes, breites Filament besitzen, das in ein langes, behaartes Konnektiv übergeht; dieses trägt die langen schmalen Antheren, die bis zum Ende der vor dem Aufblühen dicht zusammenschließenden Korollblätter reichen. Dort endigt auch der Griffel, der in eine vierteilige Narbe ausgeht. Ein Längsschnitt durch die Blüte (Fig. 1) belehrt uns darüber, daß ein halbkugeliges Diskus innerhalb der Staubgefäße vorhanden ist und daß der Fruchtknoten ein großes fertiles und ein kleines steriles Fach enthält. Nach dieser kurzen allgemeinen Charakteristik mögen die von mir eingehender studierten Eigentümlichkeiten besprochen werden.

Bau der Korollblätter.

Die auffälligste Erscheinung der Blüten ist ohne Zweifel die, daß sich die Korollblätter der aufgeblühten Blüten nach außen so stark zurückbiegen, daß sie sich spiralig zusammenrollen wie Stahlspäne.¹ Wie kommt nun diese Erscheinung zustande? Ein Querschnitt durch eine Knospe in halber Höhe belehrt uns darüber, daß die Korollblätter auffallend dick sind. In den Diagnosen der Gattung und der Arten werden sie als *loriformia*, *crassiuscula* beschrieben. Ein Querschnitt bei stärkerer Vergrößerung zeigt nun folgendes Bild (Fig. 3): Außen eine papillöse Epidermis, die später noch eine nähere Beschreibung finden soll. Das Mesophyll, das innerhalb dieser Epidermis liegt, ist nun auf der der Blütenachse zugewendeten Seite ganz anders gebaut als außen. Innen finden wir ein aus kleineren, plasmareichen Zellen bestehendes Gewebe. Auf der Außenseite sind die Zellen deutlich größer und wie der Längsschnitt (Fig. 4) lehrt, in die Länge gestreckt, arm an Plasma und ihre Membranen dicker. Ich glaube, diese Unterschiede zwischen der inneren und äußeren Lage des Mesophylls sind klar genug, um den Schluß zu gestatten, daß die Zurückkrümmung der Korollblätter dadurch erfolgt, daß die äußere Partie ihr Wachstum vor dem Aufblühen bereits eingestellt hat, während die innere weiter wächst. Dieses Wachstum erfolgt durch eine Streckung, nicht durch eine Vermehrung der Zellen. In der Übergangszone zwischen den beiden

¹ Vgl. die Abbildungen z. B. bei Wangerin, l. c. und in Bot. Reg. 24 (1838), p. 61.

Lagen liegen die Gefäßbündel, die gegen außen zu von Sekretschläuchen begleitet werden. Ihr Inhalt ist in unserem in Alkohol fixierten Material in Form von größeren oder kleineren den Wänden anliegenden Kügelchen niedergeschlagen. Gleichartige Sekretschläuche finden sich auch im Fruchtknoten als Begleiter der Gefäßbündel.

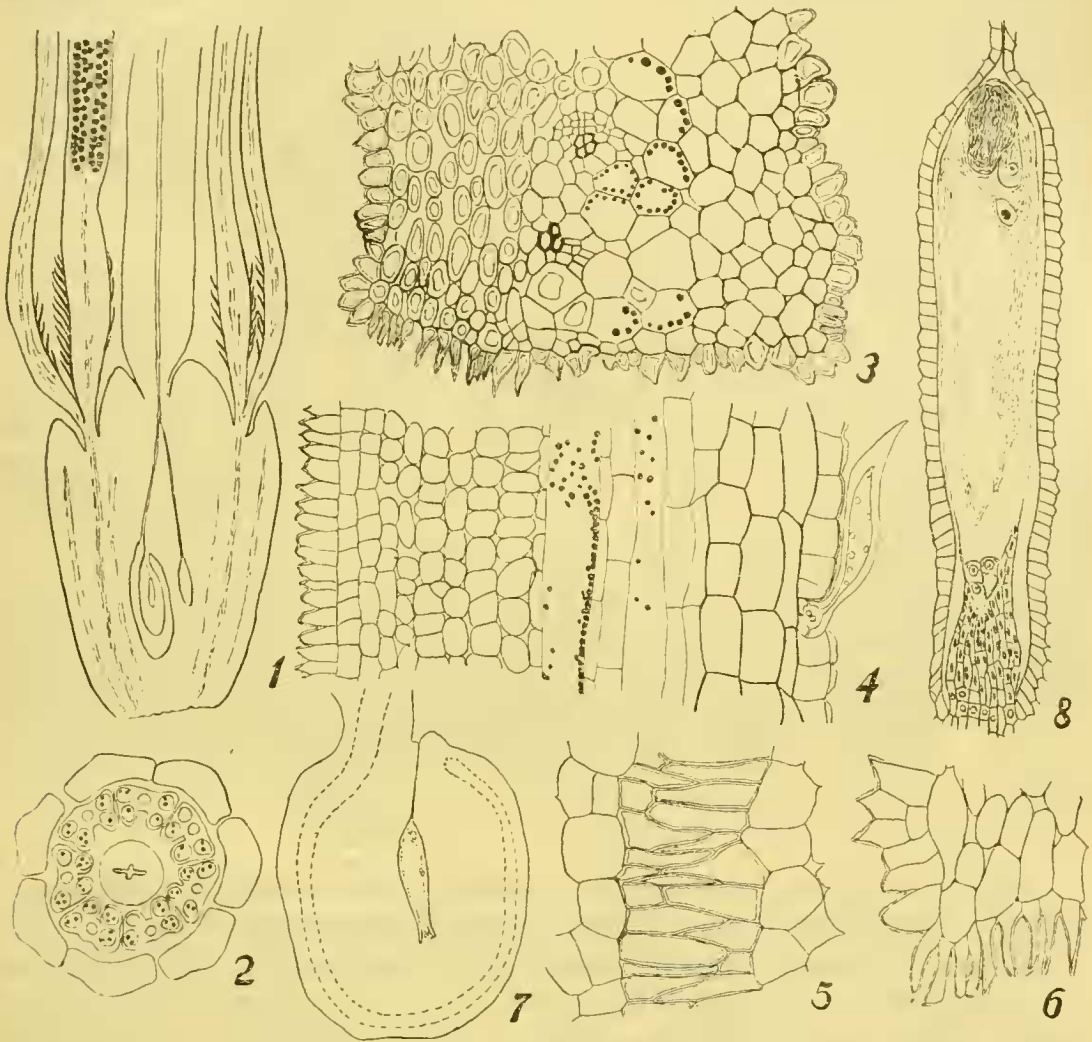


Fig. 1 bis 8.

1. Unterer Teil der Blüte im Längsschnitt. 2. Querschnitt durch die Blüte ungefähr in der halben Höhe der Blüte. 3. Teil des Querschnittes durch ein Korollblatt. 4. Längsschnitt durch ein Korollblatt. 5. Die Verzahnung zweier Korollblätter aus einem Querschnitt durch die Kuppe der geschlossenen Blüte. 6. Partie aus dem Querschnitte durch ein Korollblatt mit Verzahnungspapillen. 7. Samenanlage im Längsschnitt. 8. Embryosack und Mantelschichte im Längsschnitt.

(Vergrößerung 1 und 2 8-fach, 3 und 4 140-fach, 5 und 6 285-fach, 7 36-fach, 8 140-fach.)

Die Epithelzellen der Korollblätter weisen nun ziemlich große Unterschiede je nach der Lage der Fläche, auf der sie liegen, auf. Die Innenfläche ist von prismatischen, in eine ziemlich spitze Papille ausgehenden Zellen bedeckt. Auf der Außenfläche zeigen die Epithelzellen

im Querschnitt ein ähnliches Aussehen wie auf der Innenseite, im Längsschnitte aber erweisen sie sich in der Längsrichtung gestreckt. Ihre Papillen haben dementsprechend nicht die Form eines spitzen Zahnes, sondern einer längsgestellten Schneide. Ihre Kutikula zeigt eine zarte Längsstreifung. Der in Fig. 4 dargestellte Längsschnitt hat auch ein Haar getroffen. Dieses ist einzellig, hat eine ziemlich breite Basis und oberhalb dieser eine deutliche Einschnürung. Die dicke Membran ist dort, wo sie an Nachbarzellen grenzt, mit Tüpfelkanälen versehen und gibt die Holzreaktion mit Phlorogluzin und Salzsäure. Haare von diesem Bau kehren an den verschiedensten Teilen der Blüte wieder. Auf der Außenseite der Korollblätter sind sie im allgemeinen spärlich, nur am Ende stehen sie dicht. Auf der Innenseite finden sie sich nur an der Basis (vgl. auch Fig. 1). Haare des gleichen Baues, nur von anderer Länge und Dicke, treten auch auf den Filamenten und Konnektiven und bei *A. chinense* auf dem Griffel auf, während *A. Handelii* einen völlig kahlen Griffel hat. Die Seitenflächen der Korollblätter zeigen gegen außen zu die nämlichen Epithelzellen, wie wir sie auf den Außenflächen kennen gelernt haben. Nach innen zu aber bilden sie äußerst schlanke, spitzige Papillen. Diese finden sich nun gerade dort, wo die Korollblätter zusammenstoßen und sind auf das innigste ineinander verzahnt, weshalb sie hier als Verzahnungspapillen bezeichnet werden mögen. Diese Verzahnung, die stark an die Zackennähte des Säugtierschädels erinnert, ist in Fig. 5 dargestellt, die einem Querschnitte durch die oberste Kuppe einer Blütenknospe entnommen ist. Hier sind die Papillen bedeutend größer und kräftiger als in tieferen Regionen (vgl. Fig. 6), wo sich ihre Verbindung auch früher zu lösen beginnt.

Diese Art der Verbindung valvater Blütenblätter im Knospenzustande ist nach Raciborski¹ eine weitverbreitete Erscheinung und findet sich nach diesem Autor u. a. auch bei den Korollblättern der Cornaceen und Umbelliferen. Sie dient nach ihm als Schutzmittel gegen das Austrocknen der inneren Blütenteile. Diese Auffassung kann gewiß auch bei *Alangium* geltend gemacht werden. Ich möchte aber doch die Frage zur Diskussion vorlegen, ob sie hier nicht auch blütenökologisch ausgenützt wird. Eine einfache Überlegung führt zu dieser Vermutung.

Das Zurückbiegen der Korollblätter kommt durch ein starkes Wachstum der Zellen der gegen innen zu liegenden Mesophyllschichte zustande. Dieses Zurückkrümmen wird aber gehemmt durch die Zellennaht, welchen Ausdruck Raciborski für diese Art der Verbindung verwendet. Insbesondere am Ende der Blütenknospen ist der Zusammenhang sehr fest. Die Folge dieser Hemmung muß aber eine sich immer mehr und mehr steigende Gewebespannung sein, die schließlich die Hemmung überwindet und zu einem

¹ M. Raciborski, Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. (Flora, 81, 1895, Ergänzungsband, 151 bis 194).

plötzlichen Öffnen der Blüten führen muß. Die Blüten müssen sich geradezu explosionsartig öffnen.

Welcher Art ist nun die Auslösung der Blütenexplosion? Denkbar wäre es nun, daß der sich streckende Griffel die Verzahnung der Kuppe löst, wie es u. a. für Loranthaceen und *Bruguiera* angegeben wird. An meinem Material konnte ich jedoch keine Beobachtungen machen, welche eine solche Vermutung stützen könnten. Ich fand niemals Knospen, in denen der Griffel zwischen Fruchtknoten und Kuppe eingezwängt war; stets lag zwischen dieser und der Narbe ein kleiner Zwischenraum. Ein Strecken des Griffels erfolgt, aber erst nach dem Aufblühen. Ich kann daher nur sagen, daß sich die Korollblätter von selbst zurückbiegen müssen, wenn ihre Spannung die Festigkeit der Zellennähte übertrifft, oder wenn ein Anstoß von außen — also in der Natur durch die Blütenbesucher — die Blüte früher zum Öffnen bringt. Daß die bei dem Aufspringen der Blüten entstandene Erschütterung das Aufladen des Blütenstaubes auf den Besucher bewirkt, erscheint mir wahrscheinlich, beweisen kann es aber nur die direkte Beobachtung der lebenden Pflanze.

Leider wissen wir über die Blütenökologie von *Alangium* gar nichts Bestimmtes. *A. Handelii* besitzt nach den Beobachtungen von Handel-Mazzetti weiße Korollblätter und deutlichen Duft. Diese Eigenschaften, ferner die Größenverhältnisse und der Umstand, daß die Blüten keinen geeigneten Sitzplatz für sich niederlassende Bestäuber bieten, lassen vielleicht an Sphingiden denken.

Die Leitung des Pollenschlauches.

Wangerin¹ beschreibt die Narbe von *A. chinense* als »in lobos 2 vel rarius 3 latiusculos 1 *mm* metientes divisum«. Ich fand bei dieser Art und ebenso bei *A. Handelii* eine etwas andere Narbe, deren Bau durch die Fig. 10 bis 13 genügend klar gestellt ist. Darnach ist die Narbe vierteilig und die einzelnen Abschnitte sind selbst wieder unregelmäßig gelappt. In Fig. 12 sehen wir einen Querschnitt ungefähr in der Höhe, wo die Narbe am breitesten ist, in Fig. 13 etwas unterhalb der Narbe. Der leitende Kanal ist da von zwei sich kreuzenden Spalten gebildet, die von einer Schichte inhaltsreicher, sich stark färbender Zellen ausgekleidet werden. Diese Schichte stimmt im Aussehen völlig mit der belegungsfähigen Schichte der Narbe überein. Nach unten zu verändert sich die Gestalt des Griffelkanals. In der halben Länge der Blüte hat er die in Fig. 2 dargestellte Querschnittsform. Es ist also die eine der diagonal gestellten Spalten eingezogen worden, bis auf eine kleine in der Mitte des Spaltes befindliche Erweiterung. Im Fruchtknoten (Fig. 1) teilt sich der Leitungskanal in zwei Kanäle, welche zu den beiden Fruchtknotenfächern führen. Der Leitungskanal ist

¹ Wangerin, *Alangiaceae* in Pflanzenreich, IV, 220 b.

ausgefüllt von einer wahrscheinlich gelatinösen Masse, welche meiner Ansicht nach durch einen Quellvorgang der äußersten Membranen der auskleidenden Schichte entsteht. Für diese Ansicht scheinen mir die bei aufmerksamer Betrachtung stets feststellbaren zarten, etwas verwischten Linien zu sprechen, die im Inhalt des Griffelkanales auftreten (Fig. 1).

Der Bau der Samenanlage.

Den Fruchtknoten fand ich bei *A. Handelii* stets zweifächrig. Die beiden Fächer sind ungleich groß. Das größere enthält ein einziges, großes, anatropes, hängendes Ovulum, das kleinere fand ich stets völlig leer. Wangerin¹ hat nun in Übereinstimmung mit Baillon dem Ovulum zwei Integumente zugeschrieben und dies hat ihn wohl in erster Linie veranlaßt, die Gattung *Alangium* von den *Cornaceae* abzutrennen und als eigene Familie zwischen die *Rhizophoraceae* und *Combretaceae* zu stellen. Meine eigenen Beobachtungen konnten, obwohl mir nur wenig Material zu Gebote stand, die Unrichtigkeit der betreffenden Angaben Wangerin's feststellen.

Fig. 9 zeigt einen Querschnitt durch eine Samenanlage, die einer eben aufgeblühten Blüte entstammt. Die Gestalt des Ovulums ist annähernd als linsenförmig zu bezeichnen. Die eine, etwas flachere Seite ist der Scheidewand der beiden Fruchtknoten-fächer zugewendet. Wir können nur ein einziges Integument feststellen. In der Mitte sehen wir einen von epithelial angeordneten Zellen ausgekleideten Hohlraum, der den Embryosack enthält. Im Querschnitt ist das

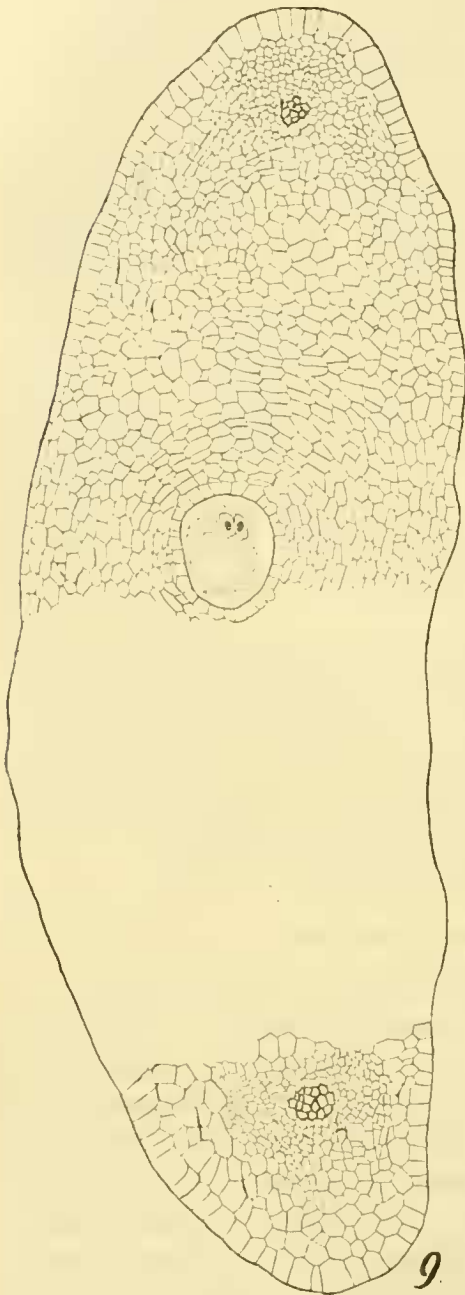


Fig. 9.

Querschnitt durch die Samenanlage; vom Embryosack sind die Polkerne getroffen.

(Vergrößerung 140-fach.)

kräftig entwickelte, Tracheiden führende Gefäßbündel zweimal getroffen. Die Erklärung hierfür bietet uns Fig. 7, welche einen in

¹ Wangerin, *Alangiaceae* in Pflanzenreich IV, 220 b; Die Umgrenzung und Gliederung der Familie der *Cornaceae* (Englers bot. Jahrb., 38, Beiblatt Nr. 86, 1906).

der Richtung des größten Durchmessers geführten Längsschnitt zeigt. Wir sehen da, daß das Leitbündel nicht in der Chalazagegend endigt, sondern in weitem Bogen den Embryosack umkreist und in der Nähe der Mikrophyle mit einer kleinen Anschwellung aufhört. Diese Besonderheit des Gefäßbündels ist meines Wissens nur selten innerhalb der Angiospermen beobachtet, so bei *Menyanthes*¹ und bei *Fraxinus*²; sie kommt ferner bei *Sonchus oleraceus* und einigen anderen Kompositen vor³.

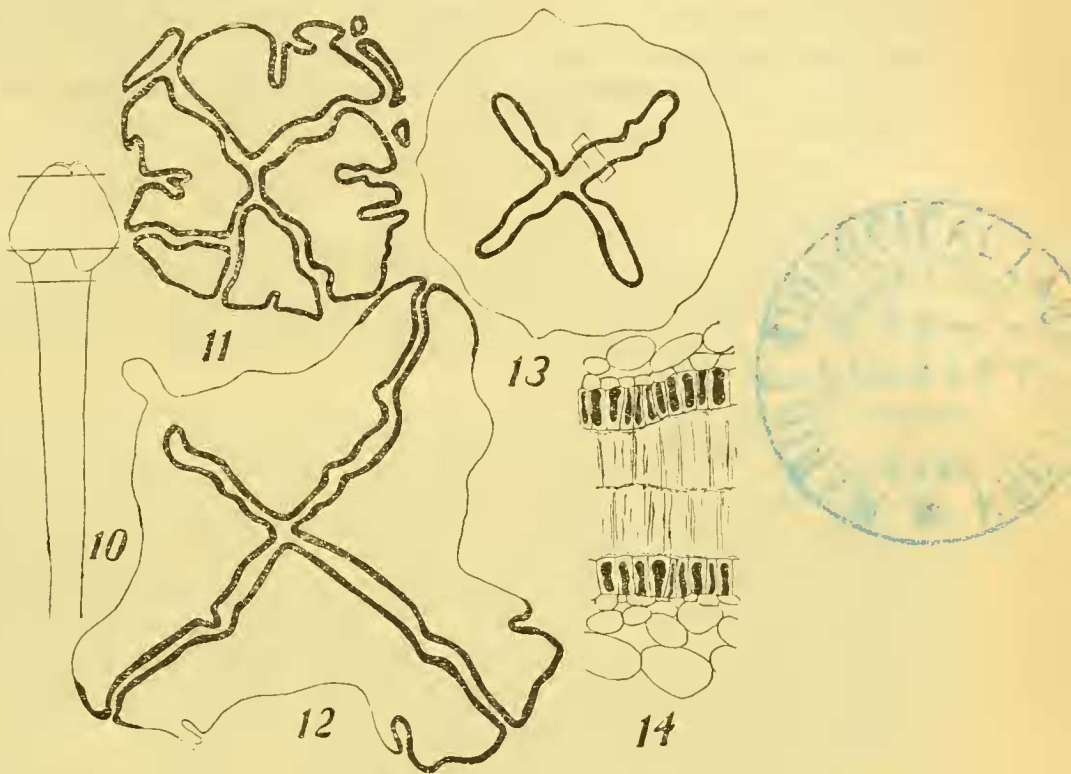


Fig. 10 bis 14.

10. Seitenansicht der Narbe und des oberen Teiles des Griffels. 11., 12. und 13. Querschnitte in der in der vorhergehenden Figur durch wagrechte Linien gezeichneten Höhe. 14. Die durch das Rechteck in der Fig. 13 bezeichnete Partie stärker vergrößert.

(Vergrößerung 10 8-fach, 11 bis 13 36-fach, 14 140-fach.)

In dem mir zur Verfügung stehenden Materiale grenzte der Embryosack direkt an das Integument. Vom Nucellus ist der obere Teil gänzlich aufgezehrt. Dennoch kann auf eine crassinucellate Samenanlage geschlossen werden. Fig. 8 zeigt einen Längsschnitt durch einen Embryosack bei stärkerer Vergrößerung. Das antipodiale Ende desselben steckt in dem Nucellusrest. Dieser besteht aus

¹ Billings, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung (Flora 88, 1901, p. 296). Stolt, Zur Embryologie der Menyanthaceen und Gentianeen (K. Svenska Vetenskapsakad. Handl., 61, 1921, Nr. 14).

² Billings, l. c., p. 301.

³ Lavialle, Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez les Composées (Ann. Sc. Nat. Bot., IX, 15, 1912, 39 bis 141).

einem zeilenreichen Gewebe, welches deutlich erkennen läßt, daß der Embryosack in einem großen vielzelligen Nucellus angelegt wurde. Von den seitlichen und oberen Partien desselben sind nur mehr zarte Häutchen zu sehen.

An dem dargestellten Embryosacke sehen wir genug, um ihn als normal bezeichnen zu können. Vom Eiapparat ist die Eizelle deutlich zu sehen, während die Synergiden nur als ein dunkler, nicht weiter auflösbarer Klumpen zu finden sind. Etwas unterhalb des Eiapparates liegt der sekundäre Embryosackkern, während in dem abgebildeten Querschnitt (Fig. 9) die beiden Polkerne noch unverschmolzen nebeneinander liegen. Die Antipoden sind klein und treten in der Dreizahl auf.

Die innerste Schichte des Integumentes ist als Mantelschichte ausgebildet.

Andere embryologische Angaben kann ich leider dem zur Verfügung stehenden Materiale nicht entnehmen. Immerhin genügen sie, um einen Beitrag zur Lösung der Frage nach der systematischen Stellung zu liefern.

Samenanlagen mit einem Integument sind innerhalb der Dialypetalen überhaupt selten. Es gibt überhaupt nur einen größeren Formenkreis unter ihnen, der durch die Einzahl des Integumentes ausgezeichnet ist, nämlich die Umbellifloren. Das ist aber diejenige Reihe, in welche verschiedene Autoren wie Rob. Brown, Bentham, Hooker, Harms, Hallier¹ die Gattung *Alangium* gestellt haben. Die Ähnlichkeit des Ovulums dieser Gattung mit dem der Umbellifloren sollen folgende, allerdings nur spärlich in der Literatur vorkommenden Angaben beleuchten.

Für die *Cornaceae* ist die Einzahl des Integumentes notorisch. Bezüglich des Nucellus von *Benthamia fragifera* gibt Jönsson² an: »Nucellus är föga bred och består af trenne cellrader utom epidermis.« Morse³ beobachtete bei *Cornus florida* ein crassinucellates Ovulum und im übrigen ein ganz normales Verhalten; nur sollen zwischen den Tetradenkernen keine Wände gebildet werden.

Etwas umfassender sind die Angaben über die *Araliaceae*. Jönsson² fand bei *Hedera Helix* Übereinstimmung mit den Sympetalen, so ein Integument, einen kleinen Nucellus, der aber doch neben den Tetradenzellen noch andere Zellen innerhalb der Epidermis enthält; Deckzellen werden nicht gebildet: der obere Teil des Nucellus wird zerstört, so daß der fertige Embryosack unmittelbar von der Mantelschichte des Integumentes umhüllt wird, mit Ausnahme des

¹ Vergleiche die in den zitierten Arbeiten Wangerin's angegebene Literatur.

² B. Jönsson, Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna (Acta Univ. Sund., 16, 1879, 80).

³ W. C. Morse, Contribution to the life history of *Cornus florida* (Ohio Naturalist VIII, 1907, 197 bis 204).

unteren, im Nucellusrest steckenden Teiles. Übereinstimmende Verhältnisse fand Ducamp¹, der Arten mehrerer Gattungen untersucht hat. Bezüglich des Nucellus gewinnt man den Eindruck, daß es neben Formen mit großen solche gibt, die einen sich mehr oder weniger dem kleinen Nucellus der Sympetalen nähernden Nucellus haben. Der obere Teil des fertigen Embryosackes grenzt stets an das Integument, dessen innere Epidermis »se différencie en assise digestive dont les cellules sont cutinisées à la surface«.

Über die Samenanlagen der *Umbelliferae* sind mir nur die bei Coulter und Chamberlain² sich zerstreut findenden Angaben bekannt, die sich in erster Linie auf *Sium* beziehen. Nach diesen ist nur ein Integument vorhanden; bei *Sium* treten keine Deckzellen auf, woraus wohl auf einen ziemlich kleinen Nucellus zu schließen ist; der Embryosack und die Synergiden sind schnabelartig ausgezogen; bei *Sium cicutaefolium* teilt sich die Embryosackmutterzelle nicht in Zellen (vgl. die ähnliche Angabe für *Coruus florida*); der Embryosack wird von der Mantelschichte des Integumentes umhüllt; die Antipoden sind ephemere; der Embryo hat einen langen Suspensor.

Ich glaube, daß trotz der Lückenhaftigkeit des vorliegenden Materiales eine deutliche Übereinstimmung von *Alangium* mit den Umbellifloren ganz unverkennbar ist. Gemeinsam ist ihnen das Vorkommen eines Integumentes, dessen innerste Lage als Mantelschichte ausgebildet ist, und ein Nucellus, der die Tendenz zeigt, in größerem oder geringerem Grade zu verkümmern. Diese Tendenz kommt bei allen ontogenetisch insofern zum Ausdruck, als der Nucellus größtenteils schon aufgelöst ist, wenn der Embryosack fertig ausgebildet ist und phylogenetisch darin, daß es Formenreihen gibt, bei denen er kleiner angelegt wird. Diese nach meiner Ansicht mehr abgeleiteten Formen finden sich bei den Araliaceen und Umbelliferen.

Ich möchte in diesem Zusammenhange auch auf die Gattung *Davidia* hinweisen, über deren Morphologie und Samenentwicklung Horne³ genauere Angaben veröffentlicht hat. Er fand bei *Davidia involucrata* ein Integument, einen vergänglichen Nucellus, oft ein mehrzelliges Archospor und einen normalen Embryosack. Dieser Autor hat auch zweifellos den Bau des Ovulums von *Alangium* gesehen und zwar richtig gesehen, wenn er auch keine Angaben darüber macht. Denn er schreibt: »The ovule of *Davidia* is similar to that found in *Nyssa* and *Alangium* and in the *Araliaceae* — a natural order characterized by the possession of the 'ventral' ovule — while it differs very considerably from that of the *Cornoideae*«.

¹ L. Ducamp, Recherches sur l'embryogénie des Araliacées (Ann. Sc. Nat. Bot. VIII, 15. 1902. 311 bis 402).

² Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms (New York a. London 1903).

³ A. S. Horne, The structure and affinities of *Davidia involucrata* Baill. (Transact. Linn. Soc., London, II. Ser., 7. Bot., 1904 bis 13, 303 bis 326.)

Aus dieser vergleichenden Betrachtung ergibt sich, daß die Auffassung von Rob. Brown und Harms, welche *Alangium* auf Grund des Diagrammes zu den Cornaceen stellten, jedenfalls nicht so unberechtigt ist, als Wangerin glauben machen will. Dieser stützt seine Ansicht vor allem auf zwei Merkmale: *Alangium* habe zwei Integumente und Lächerpollen, die Cornaceen eines und Faltenpollen. Das erste Unterscheidungsmerkmal trifft, wie wir gesehen haben, durchaus nicht zu, das zweite scheint, soweit ich mich überzeugt habe, richtig zu sein. Nach meiner Ansicht gehört *Alangium* wenn schon nicht zu den Cornaceen, so doch als selbständige Familie zu den Umbellifloren.
